# CONSIDÉRATIONS SUR LA SYSTÉMATIQUE DES PHORONIDIENS

VIII. Phoronis pallida (Schneider 1952)

IX. Phoronis ovalis Wright, 1856

Par Christian-Charles EMIG

L'étude des caractères taxonomiques de *Phoronis pallida* (Schneider) et *P. ovalis* Wright termine une série de travaux sur la systématique des Phoronidiens. Dans un travail en cours de rédaction, nous discuterons comparativement les caractères de toutes les espèces de Phoronidiens et leur validité. En conclusion, nous établirons une clé de détermination, qui a fait défaut jusqu'ici.

# VIII. Phoronis pallida (Schneider, 1952)

En 1952, Silen découvrit dans le Gullmar Fiord (Suède) une *Phoronis*, dont les caractères correspondaient à ceux de l'adulte, issu de la métamorphose de *Actinotrocha pallida* Schneider, 1862 (Selys-Longchamps, 1907). Aussi donnat-il le même nom d'espèce à l'adulte: *Phoronis pallida*. Depuis, cette espèce a été retrouvée par Jones (1961) en Californie à Richmond Point et par Marsden (1959) près de Los Angeles.

Nous avons récolté deux exemplaires dans le Gullmar Fiord (Suède), mais nous en avons étudié sept autres, envoyés par le Muséum d'Histoire naturelle de Stockholm et récoltés par L. Silen.

#### 1. Biotopes

Dans le Gullmar Fiord, *Ph. pallida* vit enfoncée dans un sable compact ou vaseux. Silen signale que son abondance est maxima au-dessus de la limite supérieure de *Phoronis mülleri*, mais jusqu'à 12 m environ de profondeur, ces deux espèces peuvent être récoltées ensemble (fig. 1, station 1).

A Richmond Point, Jones a découvert *Ph. pallida* dans un sable vaseux, à une profondeur de 1 à 1,5 m sous le niveau le plus bas des marées de vive-eaux. Des prélèvements, effectués au cours de l'année 1955, lui ont permis de montrer que le nombre d'individus est maximal au début du printemps et en automne. Des exemplaires, ayant des ovaires mûrs, sont présents toute l'année, avec un maximum en juillet, tandis que les jeunes ne marquent un accroissement qu'en septembre.

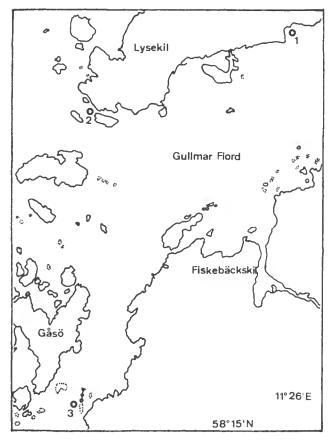


Fig. 1. — Gullmar Fiord (Suède). Localisation de Phoronis pallida (station 1) et de Phoronis ovalis (stations 2, 3).

# 2. Longueur et couleur

Selon Silen (1952), le tube est enfoncé verticalement, puis devient oblique postérieurement. La partie antérieure, dépassant du sédiment, est membraneuse et longue de 2 à 4 mm (parfois jusqu'à 7 mm); le reste du tube est recouvert de grains de sable, dont les dimensions varient de 20 à 150  $\mu$ . Le tube de cette espèce se distingue de celui de *Ph. mülleri* par un diamètre nettement supérieur. Silen signale également une différence concernant les grains de sable, qui sont disposés sur plusieurs couches dans le tube de *Ph. mülleri* et sur une seule chez celui de *Ph. pallida*; d'après mes observations, il semble qu'il n'y ait qu'une sculc couche chez ces deux espèces, mais parfois double à certains endroits du tube.

Pour la longueur du tube, Silen indique 10-30 mm et Jones estime que cette longueur est égale à trois fois celle de l'animal fixé. Dans la distribution verticale de *Ph. pallida*, Jones mentionne qu'elle s'étend de 20 à 140 mm, dont 65 % des individus de 20 à 100 mm. Selon Silen, la partie postérieure du tube est ouverte et l'animal en extension peut dépasser de plus de 25 p. 100

la longueur du tube; cependant Jones remarque que le tube peut être fermé. Le tube de *Ph. pallida*, selon l'hypothèse la plus vraisemblable, peut atteindre 140 mm et, comme les autres espèces de Phoronidiens, l'animal en extension peut occuper tout le tube, d'où une longueur de 15 à 140 mm. Rappelons que celle-ci est de 15 à 25 mm d'après Silen et 60 mm selon Jones.

Chez l'animal fixé, la région musculaire est environ égale à deux fois la longueur de l'ampoule.

La couleur de Ph. pallida est rosc-jaune, sans pigmentation (Silen, 1952).

#### 3. Lophophore et tentacules

Le lophophore est en forme de fer à cheval. Le nombre de tentacules varie de 70 à 140 selon Silen, de l'ordre d'une cinquantaine d'après Marsden. Nous en avons compté une centaine sur nos exemplaires ; leur longueur est de 2,5 mm.

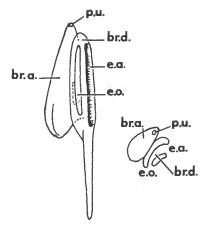


Fig. 2. — Représentation schématique de la néphridie droite de *Phoronis pallida* et sa projection (légende, voir sous fig. 12).

#### 4. Néphridies

Les néphridies de *Ph. pallida* sont du type à deux entonnoirs (Silen; Marsden). L'entonnoir anal est large, tandis que l'entonnoir oral est un peu plus étroit (fig. 2, 4). Ils s'ouvrent simultanément, sous le diaphragme, mais l'entonnoir anal se prolonge légèrement plus bas que l'oral (fig. 2). Ils constituent la branche descendante de la néphridic, sans que soit présent un sillon comme dans les néphridies du genre *Phoronopsis*. Nous avons remarqué que le prolongement du tissu de l'entonnoir anal de la néphridie droite descend plus longuement vers le bas du corps que celui du même entonnoir de la néphridie gauche; ce prolongement peut être égal en longueur au double de celle de la néphridie (fig. 2).

Les entonnoirs, à leur base, se jettent dans la branche ascendante, tandis que le mésentère latéral joint l'œsophage à la paroi du corps. Cette branche, ovale et large, se rétrécit dans sa partie supérieure pour déboucher à l'extérieur du corps par le pore urinaire, de chaque côté de l'anus sur la papille anale (fig. 2, 5).

Les néphridies de Ph. pallida sont caractérisées par une branche descendante

très longue, pouvant atteindre la même longueur que la branche ascendante (fig. 2, 5).

# 5. Fibre nerveuse géante

Elle est unique, à gauche (Silen; Marsden), son diamètre varie de 15 à  $20~\mu$  (fig. 6, 7). Silen (1954) indique qu'elle est plus large que celle de *Phoronis mülleri*; d'après nos mesures, le diamètre de la fibre de cette dernière espèce peut atteindre  $40~\mu$  (Emig. 1969).

#### 6. Gonades

Ph. pallida est hermaphrodite, ovaire et testicule étant présents simultanément. Par rapport au vaisseau sanguin latéral, l'ovaire est situé ventralement et le testicule dorsalement (Silen). Marsden a retrouvé cette disposition dans les exemplaires de Los Angeles, mais chez les individus de Richmond Point elle est inverse. Cette différence ne présente à mon avis aucune importance, car, sur les Phoronis examinées, certaines présentaient également cette dernière disposition et même, sur des coupes transversales, le testicule partageait l'ovaire en deux.

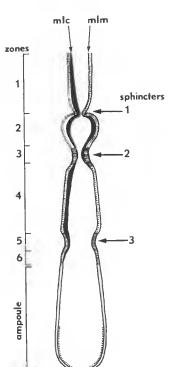


Fig. 3. — Diagramme de la musculature de *Phoronis* pallida (d'après Silen, 1952). Les muscles circulaires sont en pointillés, les sphincters en traits horizontaux. La musculature longitudinale est marquée par des traits noirs pleins, dont l'épaisseur indique le développement dans chaque zone : à gauche les muscles centraux (mlc), à droite les muscles marginaux (mlm).

#### 7. Muscles longitudinaux et circulaires

La présence de trois sphincters, formés par des muscles circulaires, divise le métasome en plusieurs régions (fig. 3). La musculature longitudinale se différencie en six zones, décrites par Silen (fig. 3).

Un faisceau de muscle longitudinal est, comme chez les autres espèces de Phoronidiens, formé de muscles centraux et de muscles marginaux, mais chez Ph. pallida ils peuvent avoir un développement plus ou moins important selon les zones (fig. 3, 6, 7).

Les formules musculaires ont été établies selon Selys-Longchamps (1907) :

Contrairement aux autres espèces de Phoronidiens, le nombre de muscles longitudinaux est constant; les formules, établies par Silen et Marsden, corres-

pondent à celles de nos exemplaires :  $\frac{5}{4} | \frac{5}{4} | = 18$  (fig. 6). Sur un seul individu, nous avons relevé une formule différente :  $\frac{6}{4} | \frac{5}{4} | = 19$  (fig. 7).

# 8. Diagnose de Phoronis pallida (Schneider, 1952)

Longueur et couleur: 15-140 mm; rose-jaune, sans pigmentation.

Lophophore : en forme de fer à cheval. Tentacules: 50-140; longueur 2,5 mm.

Néphridies : type à 2 entonnoirs : anal grand, oral petit. Fibre nerveuse géante : unique à gauche ; diamètre 15-20 μ.

Gonades: hermaphrodite.

Muscles longitudinaux : [48 - 49]  $\frac{5-6}{4}$ 

Présence de trois sphincters circulaires; muscles longitudinaux divisés en six zones.

# IX. Phoronis ovalis Wright, 1856

Phoronis ovalis et Phoronis hippocrepia furent les deux premières espèces de Phoronidiens décrites. Elles furent découvertes par Wright en 1856, qui proposa le nom de *Phoronis*, l'un des innombrables surnoms de la déesse égyptienne Isis. Ces deux espèces sont actuellement les seules perforantes connues chez les Phoronidiens, toutes les autres vivant dans des sédiments meubles, si l'on excepte l'association de Phoronis australis avec des Cérianthes. Du fait de sa petite taille (c'est la plus petite des espèces de Phoronis), Ph. ovalis peut facilement passer inaperçue dans des prélèvements (Brattstrom, 1943).

Personnellement, je n'ai pas pu récolter Ph. ovalis, malgré de nombreux prélèvements. D'une part, j'ai prospecté les stations signalées par Silen (1952) dans le Gullmar Fiord (fig. 1, stations 2, 3), mais sans la retrouver (Emig. 1969); d'autre part, des dragages, effectués au Cap Béar (près de Banyuls), se sont également avérés infructueux; c'est dans cette localité que Theodor (1964) a découvert Ph. ovalis pour la première fois en mer Méditerranée.

Les exemplaires, que j'ai étudiés, proviennent de la collection de L. Silen au Muséum d'Histoire naturelle de Stockholm, tandis que de nombreux individus m'ont été envoyés par L. Forneris, récoltés près de l'île Porchat (Brésil) et sur la côte Pacifique du Chili (collection Lopez).

# 1. Répartition géographique

Grande-Bretagne: Inchkeith, Firth of Forth [WRIGHT, 1856]; St-Mary Island, Northumberland [Harmer, 1917].

Suède: Orevisten et lle de Ven, Oresund [Brattstrom, 1943; Lonoy, 1954]; Gullmar Fiord [SILEN, 1952; Emig].

Norvège: Espegrend, Bergen [Lonoy, 1954].

Allemagne: Helgoland [Cori, 1939].

France: Cap Béar, Banyuls [Theodor, 1964].

U.S.A.: Puget Sound, Washington et Limestone Point, San Juan Island [Marsden, 1959].

Brésil: lle de Porchat, Santos [Marcus, 1949; Lonoy, 1954; Forneris, 1959;

Chili: Caleta Leandro, Peninsule de Tumbes [collection Lopez]. Nouvelle-Zélande: Little Papanui, Péninsule Otago [Silen, 1956].

# 2. Biotopes

Ph. ovalis est une espèce perforant généralement des coquilles mortes de Mollusques et Gastéropodes : Ostrea edulis (WRIGHT, SILEN), Neptunea antiquata (HARMER), Modiola modiolus (BRATTSTROM; LONOY; SILEN), Cyprina islandica (Lonoy), Thais florida, Mytilus et autres coquilles (MARCUS), Pododesmus, Crepipatella, Crepidula (MARSDEN), Pecten sp. (Theodor), coquilles d'huîtres (Forneris). Au Chili, cette espèce a été récoltée dans Concholepas concholepas. Ph. ovalis est également signalée dans des Balanes (MARSDEN; Marcus) et dans des roches calcaires (Marsden). Seul Silen (1956) a découvert cette espèce dans des coquilles de Mytilus canalicus vivantes.

La profondeur varie avec les localités. Ph. ovalis est présente dans la zone intertidale (Marcus; Forneris), où elle vit dans le même biotope que Phoronis hippocrepia (Forneris), de 5 à 50 m (HARMER, 30 m; BRATTSTROM, 18-30 m; Lonoy, 5-50 m selon les stations; Silen, 25-35 m; Theodor, 40-50 m).

#### LÉGENDES DES FIGURES (4 à 12).

Fig. 4. — Phoronis pallida. Coupe transversale dans les entonnoirs (1 mm = 4,3 \mu).

Fig. 5. — Photonis pallida. Coupe transversale au niveau des pores urinaires; on remarque le début de la branche descendante (1 mm =  $4.3 \mu$ ).

Fig. 6. — Phoronis pallida. Coupe transversale au niveau de la zone 4; formule musculaire:  $\frac{515}{616}$ = 18 (1 mm = 12  $\mu$ ).

Fig. 7. — Phoronis pallida. Coupe transversale dans la zone 2; formule musculaire:  $\frac{6|5}{7|7} = 19$  $(1 \text{ mm} = 13 \mu).$ 

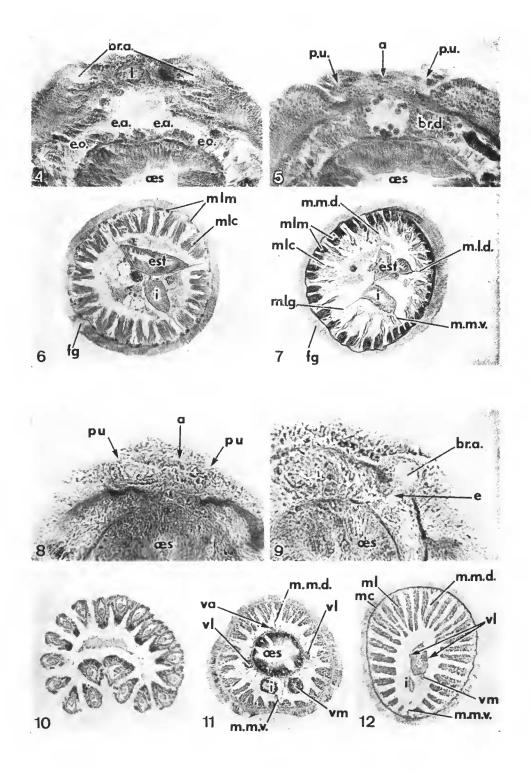
Fig. 8. — Photonis ovalis. Coupe dans la papille anale (1 mm =  $2.4 \mu$ ).

Fig. 9. — Phoronis ovalis. Coupe transversale de la branche ascendante de la néphridie gauche au niveau de l'entonnoir (1 mm = 1,8  $\mu$ ). Fig. 10. — Phoronis ovalis. Lophophore (1 mm = 6  $\mu$ ).

Fig. 11. — Phoronis ovalis. Coupe transversale sous le lophophore; on observe la présence des quatre vaisseaux sanguins (1 mm =  $7.3 \mu$ ).

Fig. 12. — Phoronis ovalis. Coupe dans la région musculaire du métasome ; on remarque l'absence des mésentères latéraux (1 mm =  $7.5 \mu$ ).

Abréviations. — a : anus ; br.a. branche ascendante ; br.d. : branche descendante ; e : entonnoir ; e.a. : entonnoir anal ; e.o. : entonnoir oral ; est : estomac ; fg : fibre nerveuse géante ; i : intestin; mc: muscle circulaire; ml: muscle longitudinal; mlc: muscle longitudinal central; m.l.d.: mésentère latéral droit; m.l.g.: mésentère latéral gauche; mlm: muscle longitudinal marginal; m.m.d. mésentère médian dorsal ; m.m.v. : mésentère médian ventral ; oes : œsophage ; pu : pore urinaire ; va : vaisseau sanguin accessoire ; vl : vaisseau latéral ; vm : vaisseau médian.



Ph. ovalis, d'après plusieurs auteurs, vit fréquemment en présence de l'éponge perforante Cliona et de quelques polychètes; le fond est sableux ou rocheux, recouvert de coquilles.

La petite taille de *Ph. ovalis* permet d'évaluer sa densité au cm<sup>2</sup>: 150, Marcus; 47, Theodor; 11, Londy; 7, Brattstrom.

Lonoy a remarqué que cette espèce préfère des lieux où les eaux sont soumises à un certain courant.

# 3. Longueur et couleur

Ph. ovalis n'atteint que 15 mm cnviron (voir tableau 1); son diamètre varie de 250 à 350 μ. Son tube, parallèle à la surface de la coquille et perpendiculaire dans sa partie antérieure pour permettre l'épanouissement du lophophore à l'extérieur, entoure tout l'animal en extension et peut avoir des ramifications (HARMER; BRATTSTROM).

La longueur de la région musculaire représente, selon les indications des auteurs, 20-65 % de la longueur du corps ; l'ampoule occupe ainsi une grande partie du corps. La région musculaire a la possibilité de se rétracter dans l'ampoule. Certains exemplaires possèdent des expansions cuticulaires au niveau de l'ampoule (Marcus ; Lonoy).

Ph. ovalis est généralement transparente. Seul Forners signale chez certains individus une coloration brunc à la partie distale des tentacules ou sur tout le corps.

# 4. Lophophore et tentacules

Le lophophore, de forme ovale (fig. 10), légèrement incurvé sur la face anale, a la possibilité de se rétracter dans le corps.

Le nombre de tentacules varie de 15 à 28 et la longueur de 0,3 à 1,2 mm (tableau 1).

Comme de nombreuses espèces de Phoronidiens, *Ph. ovalis* autotomise facilement son lophophore; ce dernier, d'après Silen (1955), a la faculté de régénérer un nouvel individu, ce qui est le seul cas connu. Chez *Phoronis psammophila*, le lophophore, une fois autotomisé, dégénère au bout de quelques jours.

Tableau 1

		Tentacules			
	Longueur animal	Nombre	Longueur		
Wright, 1856 Harmer, 1917 Brattstrom, 1943 Marcus, 1949 Silen, 1952 Lonoy, 1954 Forneris, 1959 Marsden, 1959 Theodor, 1964 Emig	jusqu'à 6 mm jusqu'à 6 mm jusqu'à 8 mm jusqu'à 6 mm jusqu'à 15 mm jusqu'à 13 mm 4-10 mm	18 22 environ 19-25 22-24 20 environ 15-27 jus. 27 18-22 22-28 18-25	1,2 mm 0,3 mm 0,1-1,2 mm		

# 5. Néphridies

Les néphridies de Ph. ovalis sont du type à un seul entonnoir. En l'absence de toute branche descendante, l'entonnoir, petit, s'ouvre directement dans la branche ascendante (fig. 9, 13). L'entonnoir ne peut être qu'une simple ouverture (Silen; Lonoy; Marsden) ou entouré de tissu plus ou moins développé, se prolongeant vers le bas et le haut de l'ouverture (fig. 13). Marcus décrit des prolongements vers le bas pouvant atteindre les 2/3 de la région musculaire. D'après une étude en cours sur les néphridies de plusieurs espèces de Phoronidiens, il est probable que le développement de ce tissu soit lié à la maturation des gonades, les néphridies faisant office de gonoductes.

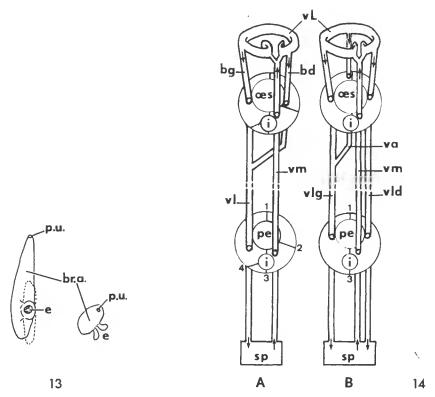


Fig. 13. — Représentation schématique d'une néphridie de Phoronis ovalis et sa projection (légende, voir planche).

Fig. 14. — Schéma du système circulatoire dans le métasome des espèces de Phoronidiens (A) comparé à celui de Phoronis ovalis (B). bd = branche droite, bg = branche gauche du vaisseau latéral; i = intestin; œs = œsophage; pe = pré-estomac; sp = sinus péri-stomacal; va = vaisseau « accessoire »; vL = vaisseau lophophoral; vl = vaisseau latéral; vld = vaisseau latéral droit; vlg = vaisseau latéral gauche; vm = vaisseau médian; Mésentères: 1 = médian ventral, 2 = latéral droit, 3 = médian dorsal, 4 = latéral gauche.

La branche ascendante de la néphridie débute sous l'entonnoir et s'ouvre à l'extérieur dans sa partic supérieure par le porc urinaire de chaque côté de l'anus sur la papille anale (fig. 8, 13).

#### 6. Fibres nerveuses géantes

Nous ne pouvons que confirmer l'absence de toute fibre nerveuse géante chez Ph. ovalis. Forneris, par contre, a constaté chez quelques exemplaires seulement la présence de deux fibres géantes, une gauche et une droite, dont les diamètres sont  $2.5~\mu$ .

Silen (1954) a remarqué que la rapidité de rétraction de *Ph. ovalis* correspondait à celle de *Phoronis mülleri* et *Phoronis pallida* après section de la fibre nerveuse géante près du ganglion central.

#### 7. Gonades

Silen (1952), ayant découvert simultanément dans un même exemplaire ovaire et testicule, indique que *Ph. ovalis* est hermaphrodite. D'autres auteurs estiment que cette espèce est dioïque (Harmer; Marcus; Forneris; Marsden), les testicules étant mûrs quelques mois avant les ovaires. Tous les exemplaires que nous avons examinés avaient des ovaires en cours de maturation.

Ph. ovalis se multiplie également par reproduction asexuée par scission transverse, qui permet un rapide développement des pseudo-colonies et par bourgeonnement (Marcus, 1949).

#### 8. Muscles longitudinaux

Une des caractéristiques de *Ph. ovalis* est l'absence totale des mésentères latéraux; le corps n'est divisé qu'en deux cœlomes, gauche et droit (fig. 11, 12). Il nous est donc difficile d'appliquer pour les muscles longitudinaux la formule couramment utilisée pour les autres espèces de Phoronidiens. C'est sous forme de tableau (tableau 2) que nous indiquerons les nombres de muscles longitudinaux.

D'autres auteurs n'ont mentionné que les variations des muscles : Silen, 28-38; Marsden, 24-36; Forneris, 27-34 (cœlome gauche : 14-21; cœlome droit : 13-18).

En tenant compte de l'ensemble de ces résultats, les variations du nombre de muscles longitudinaux sont les suivantes :

cœlome gauche: 12 — 21; cœlome droit: 13 — 19; [24 — 39]

#### 9. Système circulatoire de Phoronis ovalis

Le système circulatoire, décrit habituellement dans le métasome des Phoronidiens, se présente ainsi (fig. 14, A): sortant du vaisseau lophophoral, le vaisseau latéral, artériel, efférent et ventral, est formé de deux branches longeant l'œsophage de chaque côté; puis, se réunissant en un seul vaisseau, il se prolonge jusqu'au sinus péri-stomacal, situé dans l'ampoule. De ce sinus sort le vaisseau médian; il est veineux, afférent, dorsal, et se jette dans le vaisseau lophophoral.

Chez Ph. ovalis, nous observons dans la partie supérieure du métasome la présence d'un quatrième vaisseau (fig. 11; 14, B), découvert par Marcus (1949) et nommé « accessory vessel ». D'après la description de cet auteur, les deux branches du vaisseau latéral et le vaisseau « accessoire » se réunissent en un seul vaisseau latéral au niveau de la valve œsophagienne (cette dernière sépare l'œsophage du pré-cstomac); on ne retrouve donc plus que les deux vaisseaux comme chez les autres espèces de Phoronidiens. Lonox (1954), dénonçant

cette disposition, distingue dans la région musculaire du métasome et dans l'ampoule trois vaisseaux : médian, latéral et « accessoire », qui se jettent séparément dans le sinus péri-stomacal ; au niveau de la valve œsophagienne, la branche gauche se jette dans la branche droite du vaisseau latéral, tandis que le vaisseau « accessoire » se déplace vers la droite.

Tableau 2. — Nombre de muscles longitudinaux dans le cœlome gauche (c.g.), dans le cœlome droit (c.d.), et nombre total.

	c.g.	c.d.	total		c.g.	c.d.	tota
HARMER, 1917	14	14	28	Еміс	. 15	14	29
D 40/9	4.0	19	90		15	14	29
Brattstrom, 1943	19	1	38		14	15	29
	17	17	34		16	14	30
Marcus, 1949	16	16	32		15	15	30
MARCUS, 1343			32		15	15	30
Lonoy, 1954	14	13	27		15	15	30
don'd1, 1001	14	13	27		16	14	30
	15	13	28		14	16	30
	15	14	29		15	15	30
	16	14	30		15	15	30
	16	16	32		15	15	30
	17	17	34		15	16	31
	17	17			16	15	31
	18	17	35		16	15	31
		1	36		16	16	32
	20	17	37		16	16	32
	21	18	39		16	16	32
Емів	12	13	25		17	15	32
EMIG	13	13	26		16	16	32
- 1					17	16	33
	12	14	26		17	18	35
	14	13	27				
	14	13	27				
	14	14	28				
	15	13	28				

La disposition symétrique par rapport à la branche descendante du tube digestif des vaisseaux latéral et « accessoire » (fig. 12; 14, B) rappelle celle des deux branches du vaisseau latéral au niveau de l'œsophage chez les autres Phoronidiens (fig. 14, A). En étudiant des coupes sériées transversales depuis le lophophore, nous avons constaté que, contrairement à la description de Lonoy, le vaisseau « accessoire », efférent et situé près du mésentère médian ventral et de l'œsophage, se jette dans la branche gauche du vaisseau latéral (fig. 14, B). La branche droite par contre reste indépendante depuis le vaisseau lophophoral jusqu'au sinus péri-stomacal; nous la nommons vaisseau latéral droit, tandis que le vaisseau issu de la réunion de la branche gauche et du vaisseau « accessoire » s'appellera vaisseau latéral gauche (fig. 14, B).